

*Т. П. Главацкая, Л. А. Хохлова*

## ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ РЖИ

В отечественной и зарубежной литературе имеется немало сведений по цитоэмбриологии хлебных злаков. Это не случайно, ибо эмбриологические процессы непосредственно связаны с плодотворением у растений, а наиболее полное и глубокое изучение позволяет регулировать эти процессы. В то же время знание эмбриологического развития растений является необходимой теоретической основой для селекционных работ.

В последние годы появились солидные монографические работы по эмбриологии кукурузы (Чеботарь, 1972), пшеницы (Батыгина, 1974). Цитоэмбриологические исследования основных хлебных злаков, в том числе однолетней ржи, были проведены группой украинских исследователей под руководством Я. С. Модилевского (Модилевский и др., 1958). В монографической работе Р. А. Бейлис-Вировой (Бейлис-Вирова, 1962) дается детальное описание генеративных органов яровой и озимой однолетней ржи от зачатия их до полного формирования зерновки.

Представляется интересным изучить эмбриональные процессы у многолетней ржи. В настоящей работе излагаются результаты изучения мужского и женского гаметофитов у многолетней ржи Первенец СарСХИ.

**Методика.** Изучаемая культура была выведена Я. А. Шнайдерманом в Саратовском сельскохозяйственном институте (Шнайдерман, 1966). Семена были получены из Саратова и высеяны в открытом грунте на территории ботанического сада Уральского университета. В основу работы положен материал многолетних наблюдений. Изучались растения как первого, так и второго года произрастания.

Колосья для цитоэмбриологических исследований фиксировались в жидкости Карнуа (3:1) и смеси Навашина (10:4:1). Готовились временные и постоянные препараты. Толщина срезов при изготовлении постоянных препаратов составляла 10—14 мк. Завязь и пыльники резались одновременно.

Окраска срезов производилась основным фуксином по Фель-

гену с подкраской метиленовым синим и гематоксилином Равица, с подкраской Лихт-Грюном. Временные препараты окрашивали ацетокармином.

Изучение генеративных органов проводилось на протяжении всего соцветия, начиная с нижнего колоска, кончая верхним. Учитывались два нижних цветка в каждом колоске.

**Результаты исследований.** Было установлено, что генеративные органы многолетней ржи Первенец СарСХИ развиваются аналогично развитию этих структур у ржи однолетней.

Спорогенез в пыльниках и семяпочках протекает вполне нормально: в диакинезе просматриваются 14 бивалентов, плотно сомкнутых. Каких-либо отклонений в образовании бивалентов и в прохождении последующих фаз мейоза ни в женской, ни в мужской сферах мы не обнаружили, хотя нередко в литературе описываются нарушения в период спорогенеза у диплоидной и особенно тетраплоидной однолетней ржи (Мошковиц, 1971). В результате спорогенеза формируются у многолетней ржи тетрады микроспор без каких-либо отклонений. Процесс развития гаметофита в большинстве пыльников завершается образованием трехклеточного пыльцевого зерна с четко выраженными, интенсивно окрашивающимися клетками-спермиями. Пыльцевые зерна заполнены крахмалом и вполне фертильны. Однако наряду с нормально развитыми микроспорами и пыльцевыми зернами в пыльниках многолетней ржи были обнаружены и некоторые отклонения от нормы. Как правило, они проявляются в период вакуолизации микроспоры и особенно ярко выражены бывают к периоду первого митоза, когда наблюдается максимальная вакуолизация клетки. На этом этапе развития можно часто видеть деформацию клеточной стенки, что говорит о низком тургорном давлении внутри клетки. Протопласт таких микроспор в некоторых пыльниках занимал ничтожно малый объем, отчего клетки казались почти пустыми, а в ряде случаев микроспоры оказывались полностью стерильными (рис. 1, 2). Они, как правило, достигают максимальных для микроспоры размеров, имеют хорошо выраженную экзину, пору, а содержимое клетки отсутствует. В то же время рядом расположенные в цветке или колоске пыльники развиваются вполне нормально.

Наблюдается и такое явление, когда два пыльника одного цветка формируют нормальные пыльцевые зерна, в то же время третий пыльник обнаруживает явные признаки дегенерации: гнезда его деформированы, гаметофитные клетки остановили свой рост и развитие на стадии ранней микроспоры, ядра и цитоплазма их интенсивно красятся без какой-либо дифференциации. В таких пыльниках необычными выглядят клетки тапетума: большие вакуоли, образующиеся со стороны микроспор, оттесняют цитоплазму к одной из стенок клетки или разъединяют ядра, и они оказываются у противоположных стенок клетки. Такого явления не наблюдается в нормально развитых пыльниках. Возможно; необыч-

ная вакуолизация тапетума в период роста молодых микроспор является одним из сигналов или признаков начинающейся стерилизации мужских гаметофитов. В процессе последующей стерилизации наблюдаются изменения клеток и в других слоях стенки пыльника; уменьшается структурированность ядер, они становятся

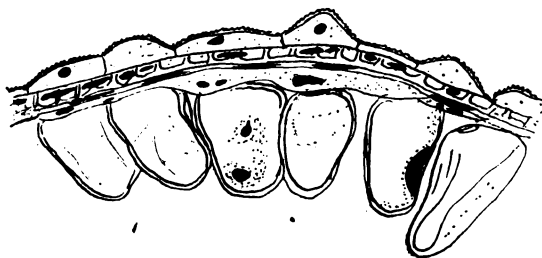


Рис. 1. Поперечный срез пыльника. Увелич. об. 40  $\times$ , ок. 15  $\times$ . Видны дегенерирующие микроспоры в период максимальной их вакуолизации. Наблюдаются изменения и в клетках спорофитных тканей. Здесь и далее рисунки сделаны с микрофотографий.

компактными, пикнотическими, темно окрашиваются фуксином и гематоксилином, как бы аккумулируя красители. В то же время цитоплазма красится слабо, клетки выглядят почти прозрачными.

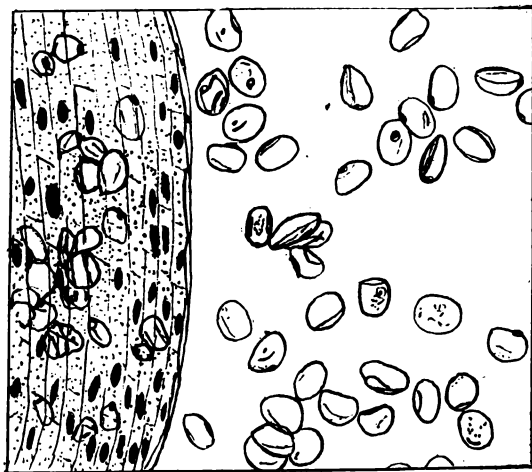


Рис. 2. Фрагмент полностью стерильного пыльника с прозрачными стенками. Увелич. об. 8  $\times$ , ок. 15  $\times$ .

Это косвенно свидетельствует о затухании активности клеток и ядер спорофитной ткани пыльника. В стерилизующемся пыльнике

сохраняется постенное положение микроспор, улавливается их связь с клетками тапетума, но последние, как и клетки промежуточного слоя, сильно сплющены и на продольном срезе пыльника представляют узкую полоску с плохо просматривающимися границами клеток (рис. 1). Если в нормально развитых пыльниках уже на стадии зрелой микроспоры в фиброзном слое четко видны утолщения клеточных стенок, а в эпидермальных клетках слой кутикулы, покрывающие наружные оболочки, то в стерильных пыльниках такие изменения клеточных стенок не просматриваются. Стенки этих пыльников необычайно тонкие (рис. 2, 3).

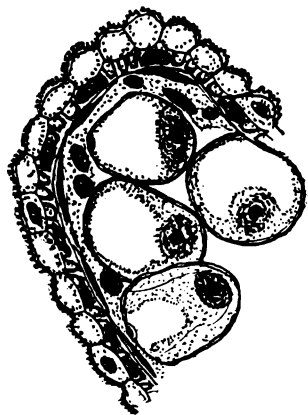


Рис. 3. Поперечный срез нормально сформированного пыльника с кутикулярным покрытием, хорошо развитыми фиброзными утолщениями и сохраняющимися промежуточным слоем и тапетумом. Увелич. об. 40  $\times$ , ок. 15  $\times$ .

Дегенерация пыльников в некоторых цветках продолжается на более поздних этапах развития, а именно в период формирования двухъядерного пыльцевого зерна и образования клеток спермиев. При этом пыльцевые зерна несколько деформируются, слабо синтезируют запасные вещества, ядра интенсивно и гомогенно окрашиваются, не всегда просматривается их структура. Даже в зрелом пыльцевом зерне можно видеть неопределенной формы пикнотические сгустки, интенсивно окрашенные, вместо обычных ядер половых и вегетативной клеток. Что касается тканей стенки пыльника, то в этом случае можно наблюдать их правильную сформированность, т. е. хорошо выраженный фиброзный слой, кутикулярное покрытие, но в некоторых участках, как ни странно, сохраняются все еще остатки тапетума и прикрепленные в этих участках пыльцевые зерна. Вероятно, это связано с незакончившимся синтезом запасных веществ в пыльцевом зерне (рис. 4).

Обращает на себя внимание, что женская сфера развивается более ускоренными темпами, чем мужская. Так, в период роста микроспоры в семяпочке уже развивается четырехъядерный зародышевый мешок, а к периоду максимальной вакуолизации микроспоры зародышевый мешок в семяпочке уже полностью сформирован и имеет многоклеточный антиподальный комплекс, содержащий до 12 антипод. Установлено, что в полностью стерильных по мужской линии цветках женская сфера развивается нормально. В зрелом зародышевом мешке многолетней ржи наблюдается отчетливая дифференциация клеток по структуре и интенсивности окрашивания. Клетки яйцевого аппарата и полярные ядра слабо реагируют на применяемые в работе красители, в то же время клетки антиподального аппарата интенсивно красятся, что гово-

рит о разном физиологическом состоянии клеток зародышевого мешка. Каких-либо признаков дегенерации ни в зародышевых мешках, ни в тканях семязпочки нами не обнаружено. Деструктивные изменения нуцеллярных клеток, непосредственно примыкающих к зародышевому мешку, вполне закономерны и очень напоминают изменения клеток промежуточного слоя в пыльнике. И те и другие клетки сильно уплощаются в плоскости, прилегающей к гнезду пыльника и к поверхности зародышевого мешка. Очевидно, это уплощение связано с разрастанием объема последних.

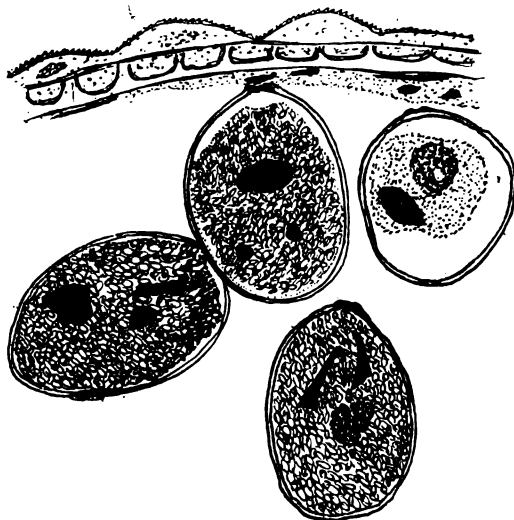


Рис. 4. Дегенерация пыльцевых зерен на двух- и трехъядерной стадиях развития.  
Увелич. об. 40  $\times$ , ок. 15  $\times$ .

Уплощенные ядра сравниваемых клеток интенсивно красятся и на продольных срезах клеток имеют вид темных лентовидных образований.

Хотелось бы попутно обратить внимание на клетки наружного слоя нуцеллуса. У многолетней ржи они значительно крупнее всех клеток семязпочки, имеют крупные ядра. Клетки несколько вытянуты по короткой оси семязпочки, красятся более интенсивно, нежели другие клетки нуцеллуса и интегументов. По морфологии они напоминают клетки тапетума в пыльниках и, вероятно, участвуют активно в питании интенсивно развивающегося зародышевого мешка и семязпочки в целом.

Анализируя полученный материал, можно предположить, что в генетическом отношении растения многолетней ржи Первенец СаpСХИ вполне константны, ибо мейоз и образование спор идет вполне нормально. Наблюдающийся процесс частичной или полной стерилизации пыльников при нормально развитой женской

воспроизводящей системе можно рассматривать как приспособление к перекрестному опылению растений многолетней ржи. Аналогичное явление наблюдалось у однолетней ржи (Бейлис-Вирова, 1962); стерилизация микроспор после распада тетрад описана у растений тростника (Zamotailov и др., 1974); пырея сизого (Главацкая, Кабыш, 1975) и др.

**Выводы.** Многолетняя рожь Первенец СарСХИ по развитию мужских и женских генеративных органов принципиально не отличается от однолетней ржи и других хлебных злаков.

В колосе многолетней ржи можно встретить, наряду с нормально развитыми цветками, частично или полностью стерильные цветки по мужской сфере. При этом, как правило, наблюдается дегенерация не только гаметофитных клеток, но и спорофитных тканей стенки пыльника.

Закономерной связи между стерильностью цветков и их местоположением в колосе не установлено, но чаще они встречаются в нижних колосках как в первых, так и во вторых цветках.

Семяпочки и зародышевые мешки не обнаруживают признаков дегенерации даже в мужских стерильных цветках.

Вероятно, стерилизация мужской генеративной сферы в некоторых цветках многолетней ржи связана со способностью растений перекрестно опыляться.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., 1974. Эмбриология пшеницы. Л.  
Бейлис-Вирова Р. А., 1962. Історія індивідуального розвитку жита. Київ.  
Главацкая Т. П., Кабыш Н. А., 1975. К эмбриологии пырея сизого.— В сб.: Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений, 82—86. Свердловск.  
Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф., Худяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Вирова Р. А. и др., 1958. Цитозембриология основных хлебных злаков. Киев.  
Мошкович А. М., 1971. К мейозу диплоидной и тетраплоидной ржи.— В сб.: Цитокариологические исследования злаковых Молдавии, 50. Кишинев.  
Чеботарь А. А., 1972. Эмбриология кукурузы. Кишинев.  
Шнайдерман Я. А., 1966. Отдаленная гибридизация и использование ее в селекции новых зерновых злаков на юго-востоке. Автореф. докт. дис. Саратов.  
Zamotailov S., Rosillo Gudrez M., Campo Labala Ricardo, 1974. Investigaciones citologicas embriologicas en La Cana de azucar en Cuba.— "Acad. Sci. Cuba. Ser. Cana azuc", N 28, 11.